PERSOONIA
Published by the Rijksherbarium / Hortus Botanicus, Leiden
Volume 14, Part 4, pp. 377–387 (1992)

ULTRASTRUCTURE DE LA PAROI SPORIQUE DES HETEROBASIDIOMYCETES—I

J. KELLER

*Neuchâtel, Suisse**

Les parois sporiques de quelques Auriculariales et de quelques Trémellales sont analysées dans le but de mettre en évidence une éventuelle unité de structure et de la comparer avec l'architecture mise en place chez l'apophyse sporogène. Les dolipores de quelques espèces sont également observés.

Les Basidiomycètes à basides cloisonnées sont considérés comme Basidiomycètes primitifs et figurent par conséquent au bas des échelles évolutives ou au départ des classifications (Martin, 1945 et 1952; Bessey, 1950; Lowy, 1971; Talbot, 1971; Donk, 1972; Ainsworth & al., 1973; Shaffer, 1975; von Arx, 1976; Ross, 1979; Wojewoda, 1980; Jülich, 1981; Oberwinkler, 1982; Locquin, 1984; Kreisel, 1988).

Les Auriculariales s.l. en particulier, semblent avoir joué un rôle clé dans l'évolution des Basidiomycètes (Savile, 1955; Jülich, 1981). N'étant pas une entité naturelle, cet ordre a été subdivisé en plusieurs familles. Des travaux récents ont permis la création de deux ordres nouveaux, les Atractiellales (Oberwinkler & Bandoni, 1982) et les Hétérogastridiales (Oberwinkler & al., 1990). Boehm & McLaughlin (1989) entrevoient eux aussi, pour les espèces à pores simples et à ballistospores, l'émergence d'un taxon nouveau différent des Urédinales et des Auriculariales s.s., mais des études complémentaires sont encore nécessaires. En plus des différences biologiques, il y a de nombreuses différences structurales et ultrastructurales entre les genres et les espèces (McLaughlin, 1980 et 1981; Oberwinkler & Bandoni, 1982; Khan & Kimborough, 1982; Bandoni, 1984). Certains genres ont des affinités évidentes avec les Uré-dinales, elles-mêmes proches des Ascomycètes par divers aspects (Heath & Heath, 1976; O'Donnell & McLaughlin, 1981; Oberwinkler, 1982). *Helicobasidium* en est un exemple, mais les caractères mitotiques, la relation du "spindle pole body (SPB)" avec l'enveloppe nucléaire et le "ER cap" semblent plus évolués que chez les rouilles (Bourett & McLaughlin, 1986) infirmant ainsi la phylogénie proposée par Jülich (1981).

Des problèmes similaires se posent à propos de l'ordre des Trémellales (ou de la famille des Trémellacées) ordinairement classé au voisinage des Auriculariales. Des incertitudes subsistent toutefois concernant la subdivision de ces deux ordres, preuves en sont les diverses classifications dont celle de Martin (1952) où les Trémellales renferment la famille des Auriculariacées et celle de Donk (1972) où, au contraire, ce sont les Auriculariales qui comprennent la famille des Trémellacées.

* Institut de Botanique, Université de Neuchâtel, Chantemerle 22, Case Postale 2, CH-2007 Neuchâtel, Suisse.

La position systématique générale des Auriculariales et des Trémellales étant assez bien établie et donc communément admise, il paraissait judicieux d'analyser les parois sporiques de quelques Hétérobasidiomycètes ou Phragmobasidiomycètes afin de déceler une éventuelle uniformité ou, inversément, une certaine diversité; dans quelques cas, notre étude a été complétée par l'observation de dolipores car ces structures taxonomiquement importantes sont parfois hautement significatives.

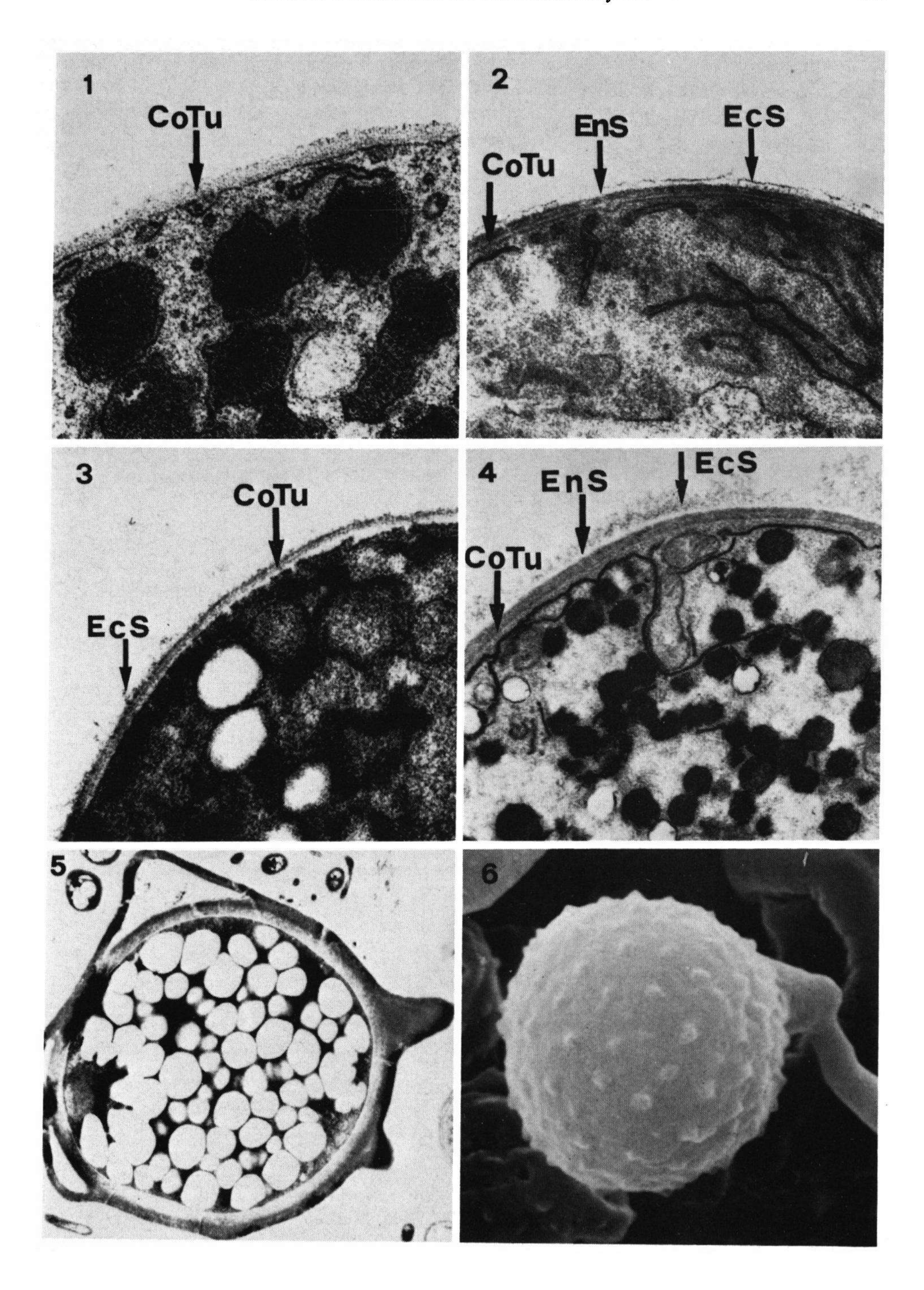
MATÉRIEL

La plupart des espèces examinées proviennent de récoltes effectuées dans les environs de Neuchâtel. Tous les champignons ont été séchés à l'air ou au Dörrex, puis insérés dans l'herbier de l'Institut de Botanique de l'Université de Neuchâtel.

(a) Auriculariales	
Auricularia auricula-judae (Bull.: Fr.) Wettst.	*JK 2383*
Auricularia mesenterica (Dicks.: Fr.) Pers.	*JK 4615*
Helicobasidium brebissonii (Desm.) Donk	*JK 3634*
(b) Trémellales	
Basidiodendron eyrei (Wakef.) Luck-Allen	*JK 2195*
Basidiodendron caesiocinereum (Höhn. & Litsch.) Luck-Allen	*JK 2155, 2523, 2545, 3522, 3781*
Basidiodendron rimulentum (Bourd. & Galz.) Luck-Allen	*JK 4460*
Bourdotia galzinii (Bres.) Trott. in Sacc.	*JK 3897*
Craterocolla cerasi (Tul.) Bref.	détruit
Eichleriella deglubens (Berk. & Br.) Reid	*JK 3790*
Exidia pithya (Alb. & Schw.) Fr.	*JK 4247*
Exidia thuretiana (Lév.) Fr.	*JK 4223*
Exidia glandulosa Fr.	*JK 4426*
Exidiopsis calcea (Pers.: Fr.) Wells	*JK 4035*
Exidiopsis grisea (Pers.) Bourd. & L. Maire	*JK 3792*
Exidiopsis effusa (Bref. ex Sacc.) Möller	*JK 2174, 3791*
Heterochaetella dubia (Bourd. & Galz.) Bourd. & Galz.	*JK 3775*
Myxarium laccatum (Bourd. & Galz.) Reid.	*JK 3824*
Protodontia piceicola (Kühner ex Bourd.) Martin	*JK 2237, 3085, 3702*
Pseudohydnum gelatinosum (Scop.: Fr.) P. Karst.	*JK 2032*
Sebacina epigaea (Berk. & Br.) Neuh.	*JK 2013, 4207*

ABRÉVIATIONS UTILISÉES DANS LES PLANCHES.—Oc, occlusion; Pa, parenthosome; St, stérigmate; EcS, ectosporothecium; EnS, endosporothecium; Spo, spore; CoTu, coriotunica; S. sec., spore secondaire.

Planche 1.—Fig. 1. *Auricularia auricula-judae*, paroi sporique (× 54 000); Fig. 2. *Helicobasidium brebissonii*, paroi sporique (× 31 000); Fig. 3. *Exidia glandulosa*, paroi sporique (× 31 000); Fig. 4. *Tremella foliacea*, paroi sporique (× 17 000); Fig. 5. *Sebacina epigaea*, chlamydospores (× 9 700); Fig. 6. *Basidiodendron caesiocinereum*, spore (× 13 700).


1
CoTu
2
EnS
EcS
CoTu
3
CoTu
EcS
4
EnS
EcS
CoTu
5
6

(b, suite) Trémellales	
Stypella vermiformis (Berk.) Reid	*JK 4280*
Tremella encephala Pers.: Fr.	*JK 3711, 4107*
Tremella simplex Jacks. & Martin in Martin	*JK 4039*
Tremella foliacea Pers.: Fr.	*JK 2024*
Tremella mesenterica Retz. in Hook.	*JK 4391*
Tremiscus helvelloides (DC.: Fr.) Donk	*JK 2365, 2065*

MÉTHODES

(a) Microscope électronique à balayage (MEB)

Le matériel frais est fixé au permanganate de potasse à 1,5% dans un tampon cacodylate pendant 20 minutes, puis déshydraté dans une série d'acétones avant d'être rinçé 5 à 6 fois dans le CO_2 liquide pour subir le "point critique"; appareil: Critical Point Dryer Balzers Union. Le matériel est alors métallisé (couche d'environ 50 nm d'or) dans un sputter de Balzers Union. Les objets sont observés au MEB Philips 500, à 25 kV, les documents photographiques réalisés avec des films PAN F, Ilford, Ciba & Geigy.

(b) Microscope électronique à transmission (MET)

La fixation et la déshydratation sont identiques dans cette technique; le matériel est alors inclus dans la Spurr. Après solidification, les coupes sont confectionnées au diamant sur un ultramicrotome Sorvall MT2-B, contrastées par l'acétate d'uranyle à 4% et par le citrate de plomb (Reynolds, 1963). Les observations sont faites sur un Philips 201, à 60 kV, les documents photographiques réalisés sur films fine grain release positive film, 5302 Eastman, Kodak.

RÉSULTATS

Nous avons utilisé les termes de la nomenclature de Clémençon (1970 et 1977) pour décrire les parois sporiques.

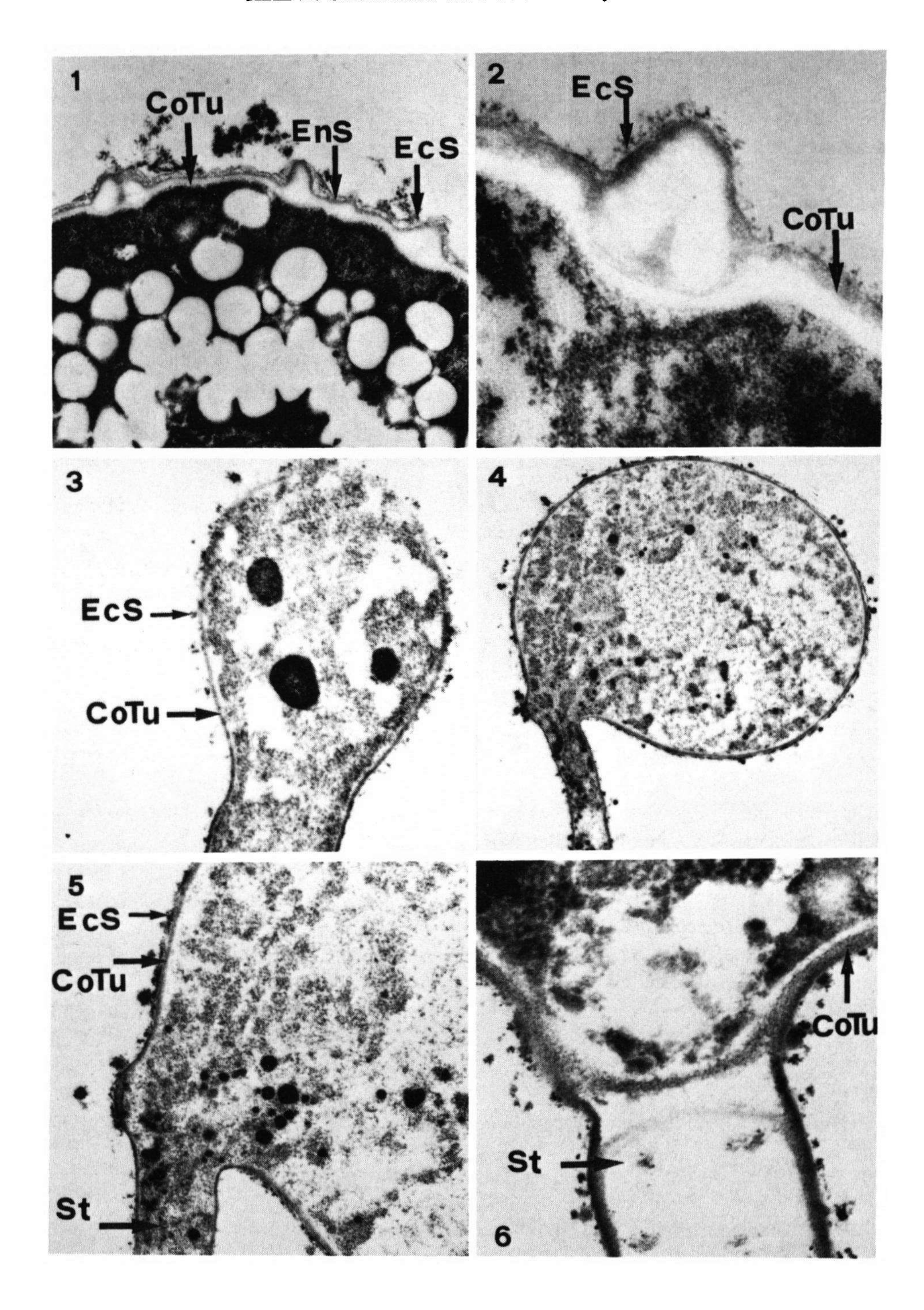
A. PAROIS SPORIQUES

1. *Spores mûres*

(a) Auriculariales

La paroi sporique d'*Auricularia auricula-judae* (Pl. 1, fig. 1) et d'*Auricularia mesenterica* comporte généralement une seule couche relativement opaque aux électrons nommée coriotunica (CoTu); par places, elle est surmontée de quelques particules éparses opaques qui sont des fragments d'ectosporothecium (EcS).

Planche 2.—Fig. 1. *Basidiodendron caesiocinereum*, paroi sporique (× 25 000); Fig. 2. Id., paroi sporique (× 72 000); Fig. 3. *B. eyrei*, apophyse sporogène (× 35 000); Fig. 4. Id., spore jeune (× 10 800); Fig. 5. Id., apicule, spore jeune (× 29 000); Fig. 6. Id., apicule, spore âgée (× 72 000).


1
CoTu
EnS
EcS
2
EcS
CoTu
3
EcS
CoTu
4
5
EcS
CoTu
St
CoTu
St
6

Chez *Helicobasidium brebissonii* (Pl. 1, fig. 2), la paroi sporique comprend trois couches, une coriotunica (interne, épaisse et contrastée), un endosporothecium (EnS; centrale, mince et transparente) et un ectosporothecium (externe, irrégulière et opaque); cette structure correspond à la "structure de base" (Keller, 1986).

(b) Trémellales

Eichleriella deglubens, Exidia pithya, Exidia thuretiana, Exidia glandulosa et *Exidiopsis grisea* présentent la même paroi sporique que les *Auricularia* (Pl. 1, fig. 3).

Toutes les autres Trémellales présentent la structure de base (Pl. 1, fig. 4). Parmi elles, deux espèces sont particulières: *Sebacina epigaea* pourvue de chlamydospores dans le subiculum (Pl. 1, fig. 5) et *Basidiodendron caesiocinereum* caractérisée par des spores ornées; chez cette dernière la structure de base est présente aussi mais des verrues spéciales formées de masses transparentes aux électrons, parfois doubles, sont localisées dans la coriotunica (Pl. 1, fig. 6 et Pl. 2, figs. 1 et 2).

2. *Spores jeunes*

L'apophyse sporogène, stade initial de la spore en formation au sommet du stérigmate, a été observée chez une dizaine d'espèces: *Basidiodendron eyrei, B. caesiocinereum, Basidiodendron rimulentum, Craterocolla cerasi, Heterochaetella dubia, Protodontia piceicola, Pseudohydnum gelatinosum, S. epigaea, Stypella vermiformis* et *Tremella foliacea.* Toutes les apophyses sont limitées par une couche opaque électrons qui n'est autre que le prolongement de la paroi du stérigmate. De plus, les apophyses sont recouvertes de particules irrégulières opaques qui existent d'ailleurs aussi sur la face externe des stérigmates; cette couche se poursuit jusqu'au sommet de la spore (Pl. 2, figs. 3 et 4).

La paroi du stérigmate peut être suivie sans difficulté jusqu'au sommet de la spore, même chez des spores plus âgées ou au niveau de l'apicule comme par exemple chez *B. eyrei* (Pl. 2, figs. 5 et 6).

Chez *B. caesiocinereum,* la couche principale de l'apophyse sporogène, la coriotunica, est déjà ornée de masses transparentes, les futures verrues (Pl. 3, fig. 1).

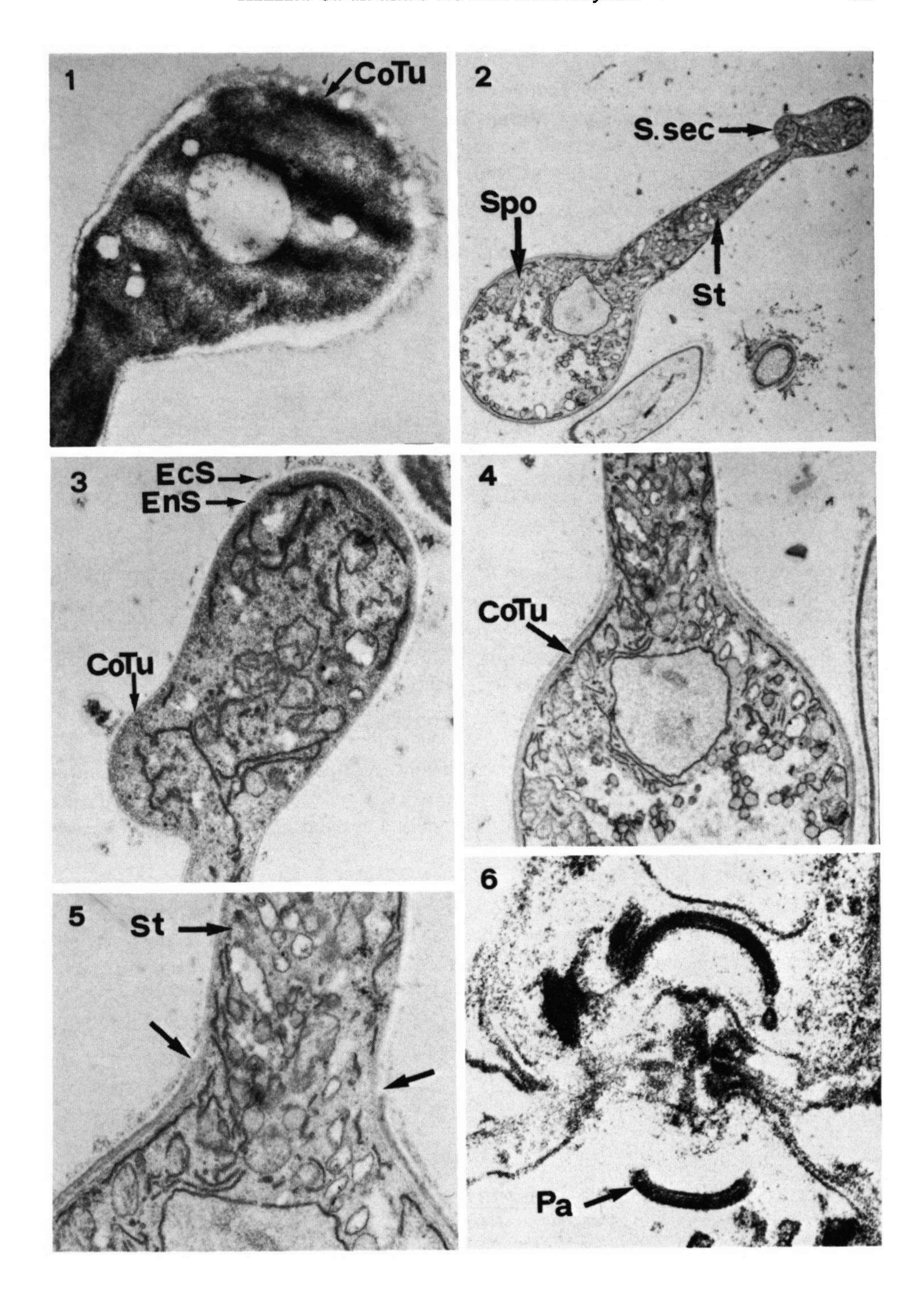
B. Spores secondaires

La spore de *Tremella foliacea* germe et donne naissance à une spore secondaire; la couche principale de la spore, la coriotunica, se poursuit dans le stérigmate ou elle est plus mince, puis dans la spore secondaire; elle n'est épaisse qu'au niveau de la spore primaire. L'endosporothecium, transparent aux électrons, et l'ectosporothecium opaque sont visibles de la spore primaire jusqu'au sommet de la spore secondaire (Pl. 3, figs. 2 à 5).

C. Dolipores

Les dolipores d'une dizaine d'espèces ont pu être observés.

Planche 3.—Fig. 1. *Basidiodendron caesiocinereum,* apophyse sporogène (× 25 000); Fig. 2. *Tremella foliacea,* germination spore (× 3 700); Fig. 3. Id., spore secondaire (× 16 700); Fig. 4. Id., début stérigmate (× 6 000); Fig. 5. Id., rupture CoTu (× 14 000); Fig. 6. *Auricularia auricula-judae,* dolipore (× 48 000).


1
CoTu
2
S.sec
Spo
St
3
EcS
EnS
CoTu
4
CoTu
5
St
6
Pa

(a) Auriculariales

La structure du dolipore est identique chez *A. auricula-judae* et *A. mesenterica;* dans les deux cas, le pore est surmonté d'un parenthosome continu non perforé (Pl. 3, fig. 6).

Chez *Helicobasidium brebissonii,* le pore est simple, sans parenthosome (Pl. 4, figs. 1 à 3); la paroi, issue de la paroi latérale de l'hyphe, est à peu près d'épaisseur égale pour s'atténuer assez brusquement près du pore. Quelques image montrent parfois, en plus, un épaississement avant le pore (Pl. 4, fig. 4). A maturité, ce dernier est occupé par une occlusion opaque, noire sur les photographies; par la suite, elle obstrue complètement le pore et des couches supplémentaires de membranes l'isolent lorsqu'une des cellules adjacentes meurt (Pl. 4, fig. 5).

(b) Trémellales

Le dolipore des sept espèces examinées est pourvu d'un parenthosome continu (Pl. 4, fig. 6): *Craterocolla cerasi, Exidia thuretiana, E. glandulosa, Exidiopsis effusa, Pseudohydnum gelatinosum, Sebacina epigaea* et *Stypella vermiformis.*

DISCUSSION

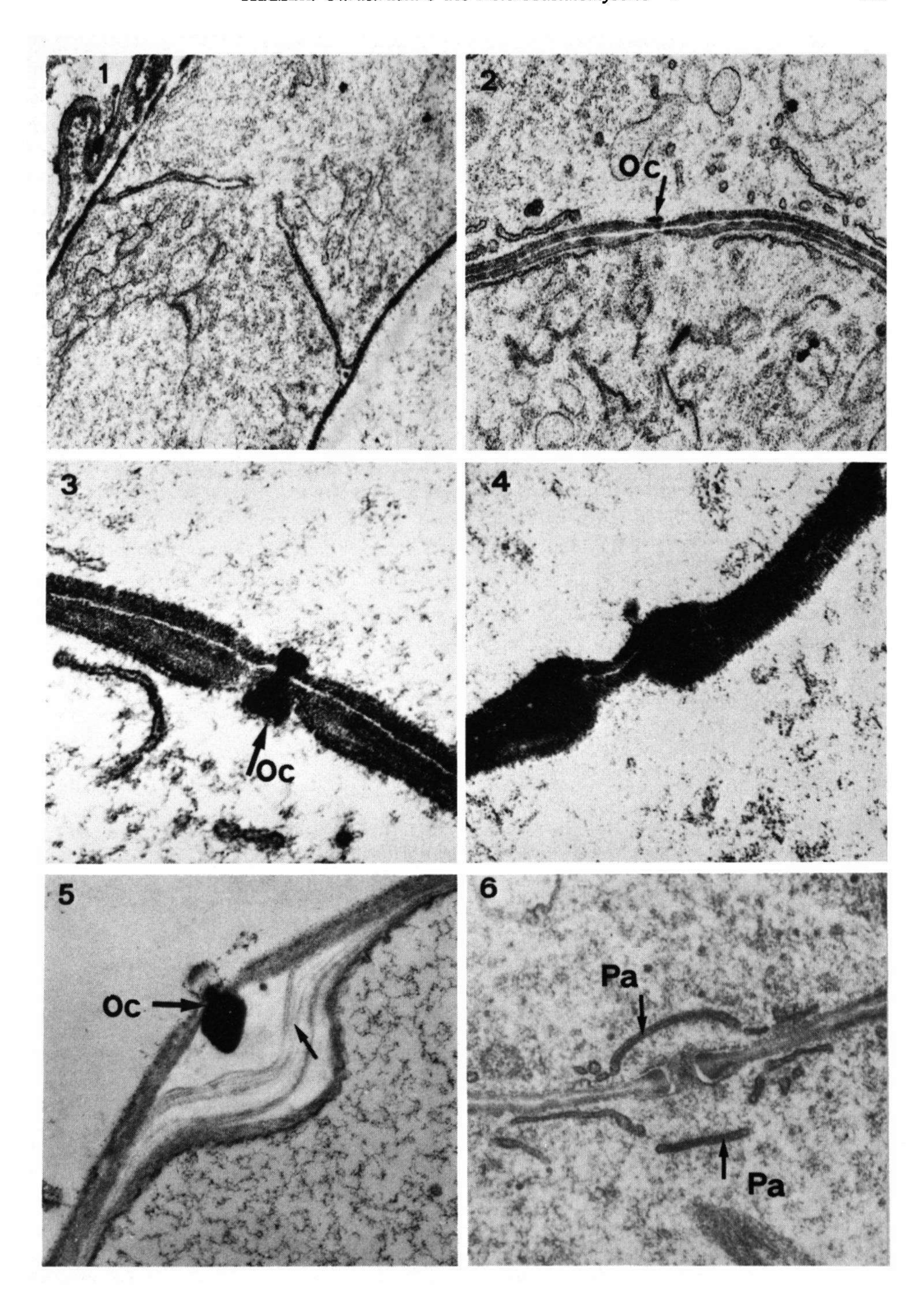
La paroi sporique des espèces du genre *Auricularia* et de quelques Trémellales présente une coriotunica nue ou entourée de particules opaques éparses. Cette architecture est la plus simple qui soit puisqu'elle n'est rien d'autre que la paroi de l'apophyse sporogène arrivée à maturité sans modification. Les éléments opaques de surface sont souvent réduits ou absents à cause de leur fragilité et plusieurs préparations sont nécessaires pour les observer.

Chez les autres Trémellacées, la paroi est plus évoluée car les particules opaques externes se différencient en endosporothecium et ectosporothecium; cette structure correspond à notre "structure de base" (Keller, 1986) que nous avions mise en évidence chez la plupart des Aphyllophorales (Keller, 1974, 1977, 1978, 1986 et 1987). Chez *Basidiodendron caesiocinereum* enfin, en plus de la structure de base, il y a des verrues localisées dans la coriotunica.

Ces résultats confirment notre hypothèse: Les Basidiomycètes les plus primitifs (les Hétérobasidiomycètes) possèdent les parois sporiques les plus simples.

L'architecture pariétale mise en place chez l'apophyse sporogène est la même chez toutes les espèces; sa paroi n'est que le prolongement de la paroi du stérigmate. Des observations semblables ont été faites chez *Coprinus cineratus* var. *nudisporus* par Hugueney (1978), chez quelques agarics mélanosporés par Olah & al. (1977), chez *Boletus rubinellus* par Yoon & McLaughlin (1984) et chez *Ganoderma lucidum* par Mims & Seabury (1989). Les particules externes et opaques se différencient ensuite seulement en endosporothecium et ectosporothecium, chez la plupart des Trémellales et des Aphyllophorales.

Planche 4.—Fig. 1. *Helicobasidium brebissonii*, formation d'une cloison transversale (× 26 400); Fig. 2. Id., pore (× 26 400); Fig. 3. Id., pore avec occlusion (× 54 000); Fig. 4. Id., pore (× 54 000); Fig. 5. Id., membranes protectrices (× 28 000); Fig. 6. *Sebacina epigaea*, dolipore (× 31 000).


1
2
Oc
3
Oc
4
5
Oc
6
Pa
Pa

La germination de la spore de *Tremella foliacea* ne diffère pas du schéma classique, à savoir rupture partielle de la paroi – de la coriotunica en l'occurrence – et prolifération du feuillet interne; ce dernier ne subit alors aucun changement jusqu'au sommet de la spore secondaire tout comme la couche externe formée de particules irrégulières opaques.

Les dolipores des *Auricularia* et Trémellales examinées sont tous du type *Auricularia*, c'est-à-dire pourvus d'un parenthosome continu; cette structure correspond aux observations faites jusqu'ici (Wells, 1964; Moore, 1971; Patton & Marchant, 1978; Khan & Kimborough, 1980).

La cloison transversale d'*Helicobasidium brebissonii* comprend un pore simple identique à celui d'*Helicobasidium mompa* (Bourett & McLaughlin, 1986); une particularité cependant, pas toujours visible sur tous les documents, est la présence d'un épaississement au voisinage du pore, ce qui rapprocherait cette espèce des Septobasidiales (Dykstra, 1974). Ce pore ressemble donc aussi à celui des Urédinales; il en diffère néanmoins par deux aspects, la forme de la masse d'occlusion (= plug) et l'absence de zone libre d'organelles à proximité immédiate. Sachant que les cloisons ne sont pas suffisantes à elles seules pour tirer des conclusions systématiques chez les Basidiomycètes (Khan & Kimborough, 1982; Oberwinkler & Bandoni, 1982), ces quelques remarques confirment néanmoins la phylogénie proposée par Savile (1955), où les Auriculariales sont proches des Urédinales mais pas forcément leurs ancêtres.

Summary

The spore walls in some Auriculariales and Tremellales are analysed to demonstrate an eventual uniformity of structure and to compare it with the construction formed near the apophysis during sporogenesis. The dolipores of several species are also observed.

BIBLIOGRAPHIE

AINSWORTH, G.C., SPARROW, F.K. & SUSSMAN, A.S. (eds.) (1973). The fungi. An advanced treatice. Vol. IV B. A taxonomic review with keys: Basidiomycetes and lower fungi. New York and London.

ARX, J.A. VON (1976). Pilzkunde. Vaduz.

BANDONI, R.J. (1984). The Tremellales and Auriculariales: an alternative classification. *In* Trans. mycol. Soc. Japan 25: 489–530.

BESSEY, E.A. (1950). Morphology and taxonomy of fungi. Philadelphia.

BOEHM, E.W.A. & MCLAUGHLIN, D.J. (1989). Phylogeny and ultrastructure in *Eocronartium muscicola:* Meiosis and basidial development. *In* Mycologia 81: 98–114.

BOURETT, T.M. & MCLAUGHLIN, D.J. (1986). Mitosis and septum formation in the basidiomycete *Helicobasidium mompa. In* Can. J. Bot. 64: 130–145.

CLÉMENÇON, H. (1970). Bau der Wände der Basidiosporen und ein Vorschlag zur Benennung ihrer Schichten. *In* Z. Pilzk. 36: 113–133.

— (1977). Die Strukturen der Basidiosporenwand und des Apikulus, und deren Beziehung zur Exogenisation der Spore. *In* Persoonia 9: 363–380.

DONK, M.A. (1972). The Heterobasidiomycetes: a reconnaissance—I. A restricted emendation. *In* Proc. K. Ned. Akad. Wet. (Ser. C) 75: 365–375.

DYKSTRA, M.J. (1974). Some ultrastructural features of the genus *Septobasidium. In* Can. J. Bot. 52: 971–972.

HEATH, I.B. & HEATH, M.C. (1976). Ultrastructure of mitosis in the cowpea rust fungus *Uromyces phaseoli* var. *vignae. In* Cytobiology 16: 592–607.

HUGUENEY, R. (1978). Recherches histologiques et cytologiques sur le développement du carpophore des coprins. Thèse Univ. Lyon.

JÜLICH, W. (1981). Higher taxa of Basidiomycetes. Vaduz.
KELLER, J. (1974). Contribution à la connaissance de l'infrastructure de la paroi sporique des Aphyllophorales. Thèse Université Neuchâtel.
— (1977). Ultrastructure des parois sporiques des Aphyllophorales III. *Albatrellus hirtus* (Quél.) Donk. *In* Schweiz. Z. Pilzk. 55: 58–61.
KELLER, J. (1978). Ultrastructure des parois sporiques des Aphyllophorales. *In* Schweiz. Z. Pilzk. 56: 150–154.
— (1986). Ultrastructure des parois sporiques de quelques Aphyllophorales. *In* Mycol. Helv. 2: 1–34.
— (1987). Feinstruktur der Sporenwände einiger Aphyllophorales. *In* Beitr. Kenntn. Pilze Mitteleur. 3: 359–364.
KHAN, S.R. & KIMBOROUGH, J.W. (1980). Ultrastructure and taxonomy of *Eocronartium muscicola*. *In* Can. J. Bot. 58: 642–647.
— & — (1982). A reevaluation of the Basidiomycetes based upon septal and basidial structures. *In* Mycotaxon 15: 103–120.
KREISEL, H. (1988). Abstammung und systematische Einordnung der Pilze. *In* Biol. Rundsch. 26: 65–77.
LOCQUIN, M. (1984). Mycologie générale et structurale. Paris.
LOWY, B. (1971). Tremellales. *In* Fl. neotrop. Monogr. 6.
MARTIN, G.W. (1945). The classification of Tremellales. *In* Mycologia 37: 527–541.
— (1952). Revision of the North Central Tremellales. *In* Stud. nat. Hist. Iowa Univ. 19: 1–122.
MCLAUGHLIN, D.J. (1980). Ultrastructure of the metabasidium of *Auricularia fuscosuccinea*. *In* Am. J. Bot. 67: 1225–1235.
— (1981). The spindle pole body and postmeiotic mitosis in *Auricularia fuscosuccinea*. *In* Can. J. Bot. 59: 1196–1206.
MIMS, C.W. & SEABURY, F. (1989). Ultrastructure of tube formation and basidiospore development in *Ganoderma lucidum*. *In* Mycologia 81: 754–764.
MOORE, R.T. (1971). An alternative concept of the fungi based on their ultrastructure. *In* Rec. Adv. Microbiol. 10: 49–64.
OBERWINKLER, F. (1982). The significance of the basidium in the phylogeny of the basidiomycetes. *In* K. Wells & E.K. Wells (eds.), Basidium and basidiocarp: 9–35. New York.
OBERWINKLER, F. & BANDONI, R.J. (1982). A taxonomic survey of the gastroid, auricularioid Heterobasidiomycetes. *In* Can. J. Bot. 60: 1726–1750.
OBERWINKLER, F., BAUER, R. & BANDONI, R.J. (1990). Heterogastridiales: a new order of Basidiomycetes. *In* Mycologia 82: 48–58.
O'DONNEL, K.L. & MCLAUGHLIN, D.J. (1981). Ultrastructure of meiosis in the hollyhock rust fungus, *Puccinia malvacearum* I. *In* Protoplasma 108: 225–244.
OLAH, G.M. & AL. (1977). L'ontogénie priétale des cellules sporogènes et des cellules sporales chez quelques agarics. *In* Travaux dédiés à G. Viennot-Bourgin, 275–305.
PATTON, A. & MARCHANT, R. (1978). A mathematical analysis of the dolipore/parenthosome structure in Basidiomycetes. *In* J. gen. Microbiol. 109: 335–349.
REYNOLDS, E.S. (1963). The use of lead citrate at high pH as an electron-opaque stain in electron microscopy. *In* J. Cell. Biol. 17: 208–212.
ROSS, I.K. (1979). Biology of the fungi. New York.
SAVILE, D.B.O. (1955). A phylogeny of the Basidiomycetes. *In* Can. J. Bot. 33: 60–104.
SHAFFER, R.L. (1975). The major groups of Basidiomycetes. *In* Mycologia 67: 1–18.
TALBOT, P.H.B. (1971). Principles of fungal taxonomy. London.
WELLS, K. (1964). The basidia of *Exidia nucleata* I. Ultrastructure. *In* Mycologia 56: 327–341.
WOJEWODA, W. (1980). Taxonomic i pozycja systematyczna grzybow tremelloidalnych. *In* Acta mycol. 16: 159–193.
YOON, K.S. & MCLAUGHLIN, D.J. (1984). Basidiosporogenesis in *Bol^etus rubinellus*. I. Sterigmal initiation and early spore development. *In* Am. J. Bot. 71: 80–90.